

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TALITA VIEIRA BRAGA

O INVESTIMENTO EM CUIDADO PARENTAL É IGUAL ENTRE OS SEXOS EM  
UMA ESPÉCIE MONOGÂMICA – *FURNARIUS RUFUS*?

CURITIBA

2012

TALITA VIEIRA BRAGA

O INVESTIMENTO EM CUIDADO PARENTAL É IGUAL ENTRE OS SEXOS EM  
UMA ESPÉCIE MONOGÂMICA – *FURNARIUS RUFUS*?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

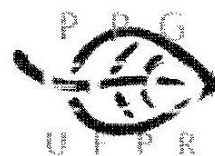
Orientador: Dr. James Joseph Roper

CURITIBA

2012



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



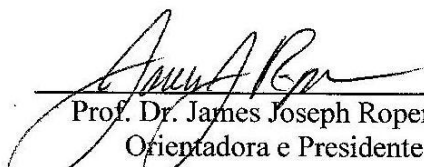
## PARECER

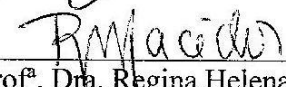
Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu **Talita Vieira Braga** para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.


Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 17 de fevereiro de 2012.

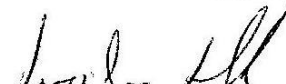
BANCA EXAMINADORA:

  
Prof. Dr. James Joseph Roper  
Orientadora e Presidente

  
Profª. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo  
Membro

  
Prof. Dr. João Batista de Pinho  
Membro

Visto:

  
Profª. Dra. Lucélia Donatti  
Coordenadora do PPG-ECO

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu orientador, James Joseph Roper, pela proposta da pesquisa, além de toda ajuda com novas ideias e discussões para a realização desse trabalho.

Aos membros da banca examinadora, Dra. Regina Helena Ferraz Macedo e Dr. João Batista de Pinho, pelas valiosas contribuições e discussões.

Ao CEMAVE pela autorização de captura e anilhamento, assim como pelas anilhas disponibilizadas.

Ao REUNI e à CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Aos companheiros de campo Felipe Leonardo Santos Shibuya, Ricardo Augusto Serpa Cerboncini (Guto) e Rafaela Bobato pelas indispensáveis ajudas para a coleta dos dados, inclusive pela disponibilidade em vários finais de semana e feriados.

A todos que fazem parte da equipe que trabalha pela segurança do Campus, que sempre se dispuseram a ajudar. Também pelo interesse no projeto, seja para entender melhor o trabalho ou para trazer novas informações dos indivíduos de João-de-barro. Um obrigada especial pela companhia nos finais de semana.

A todos que fazem parte do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – coordenação, secretaria, todos os professores e alunos.

Ao Guto por sempre estar comigo, me incentivando e apoiando. Por todas as discussões, sugestões e revisões desde a coleta dos dados até as análises e redação da dissertação.

Aos meus pais e minha irmã Tati por sempre me incentivarem e serem meu porto seguro.

À família que ganhei em Curitiba. Especialmente à Angélica pela companhia e apoio na etapa final desse trabalho. E ao Ricardo e à Tânia por sempre estarem ao meu lado.

## RESUMO

O cuidado biparental é predominante nas espécies de aves socialmente monogâmicas e altriciais. A teoria sugere que nas espécies socialmente monogâmicas o investimento reprodutivo deveria ser dividido de forma semelhante entre os parceiros reprodutivos. Devido à anisogamia, as fêmeas possuem maior investimento de energia que os machos para a produção dos gametas. Assim, os machos deveriam compensar essa diferença em alguma atividade parental realizada durante a reprodução. Essa predição foi testada usando *Furnarius rufus* (João-de-barro) como espécie modelo. O João-de-barro é uma espécie socialmente monogâmica, territorialista e constrói grandes ninhos de barro que requer considerável investimento de tempo e energia. Casais foram observados durante o ciclo reprodutivo de 2010 – durante a construção do ninho ( $n = 22$ ), a incubação dos ovos ( $n = 16$ ) e a alimentação dos ninhegos ( $n = 17$ ) – no Campus Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, região sul do Brasil. Durante a construção do ninho, o número de visitas ao ninho carregando barro no bico foi semelhante entre os sexos. Durante a incubação dos ovos, as fêmeas incubaram mais frequentemente que os machos. Durante a alimentação dos ninhegos, a taxa de visitas ao ninho dos machos foi maior que a das fêmeas, enquanto as fêmeas ficaram mais tempo no ninho e retiraram sacos de fezes do ninho com maior frequência que os machos. Essas diferenças comportamentais sugerem que as fêmeas possuem menor investimento parental que o macho, em tempo e energia, durante a incubação dos ovos e alimentação dos ninhegos. Portanto, que os machos possuem maior investimento que as fêmeas em comportamentos de cuidado parental durante a reprodução, como anteriormente previsto. Entretanto, o investimento extra dos machos pode mais do que compensar as fêmeas. Para determinar isso, são necessárias análises quantitativas do gasto de energia nos comportamentos de cuidado parental observados.

Palavras-chave: investimento reprodutivo, monogamia, cuidado biparental, anisogamia, construção do ninho, incubação, alimentação dos ninhegos

## ABSTRACT

Biparental care predominates among socially monogamous, altricial birds. Theory predicts that reproductive investment should be equal among the sexes in pairs of monogamous species. Due to anisogamy, females inherently invest more in the production of gametes than do males. Thus, males should make up the difference in some other way during parental care of young. We tested this prediction using the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*) as the model species. The hornero is socially monogamous, territorial and builds large mud nests that require considerable investment in time and energy. Pairs were observed during the breeding cycle during nest construction (n = 22), egg incubation (n = 16) and nestling (n = 17) stages, during the 2010 reproductive cycle, on the Polytechnic Center of the Federal University of Parana, in southern Brazil. During construction, both sexes seemed to have similar number of trips to the nest carrying mud. During incubation, females incubated more often than males. While feeding nestlings, the rate of visits by males was greater than that by females, while the female stayed longer at the nest and was more likely to remove fecal pellets. These differences suggest that females work less during incubation and while feeding nestlings. These differences suggest that indeed, males work harder during reproduction than do females, as predicted. Nonetheless, the extra work by males may more than compensate the females. Quantitative analysis of energy expenditures will be required to fine tune this analysis.

Key words: reproductive investment, monogamy, biparental care, anisogamy, nest construction, incubation, nestling care

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>7</b>
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>11</b>
2.1 Espécie estudada .....	11
2.2 Área de estudo.....	14
2.3 Captura e marcação dos indivíduos.....	14
2.4 Comportamento de cuidado parental .....	15
2.5 Análises .....	17
<b>3 RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>27</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>32</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Em muitos vertebrados, especialmente as aves, o cuidado parental é um importante componente do esforço reprodutivo (Martin *et al.*, 2006). O tempo ou energia investida na reprodução e nos comportamentos de cuidado parental podem ser utilizados como medidas do esforço reprodutivo dos indivíduos (Burger, 1981; Hansell, 2005). O investimento dos indivíduos em cuidado parental pode reduzir a condição física deles ao final da estação reprodutiva, comprometendo sua futura sobrevivência e sua probabilidade de reprodução na próxima estação reprodutiva (Hounston *et al.*, 2005). Nas aves, o cuidado parental é representado principalmente pelos comportamentos de defesa do território, construção do ninho, incubação dos ovos e dos filhotes, alimentação dos filhotes, proteção dos jovens contra predadores, e alimentação das fêmeas pelos machos antes da postura dos ovos e durante o período de incubação (Silver *et al.*, 1985). Gastos energéticos como esses podem influenciar a qualidade e a sobrevivência, tanto dos filhotes quanto dos adultos.

O cuidado parental nas aves varia em função do modo de reprodução (precoce ou altricial). O modo de reprodução altricial predomina entre as espécies e, comparado ao modo de reprodução precoce, possui como característica o menor investimento de energia para a produção dos ovos, que possuem menor quantidade de gema. Essa característica do ovo é relacionada ao maior requerimento por cuidado parental dos filhotes altriciais após a eclosão (Ar & Yom-Tov, 1978). Além disso, os filhotes desse modo de reprodução precisam ser individualmente nutridos através dos alimentos que são entregues pelos adultos, fazendo com que o esforço em cuidado parental aumente diretamente com o tamanho da prole (Silver *et al.*, 1985). A maior exigência por cuidado parental imposta pelos filhotes nesse modo de reprodução pode ser associada à maior ocorrência do cuidado paternal. Assim, o cuidado biparental com os ovos e filhotes também é predominante entre as aves, ocorrendo em 81% das espécies (Lack, 1968; Cockburn, 2006).

O sistema de acasalamento também pode ser relacionado ao modo de cuidado parental das aves. A monogamia social predomina nas aves (Lack, 1968) e pode ser relacionada àquelas espécies que possuem cuidado biparental (Emlen & Oring, 1977; Burley & Johnson, 2002). O compartilhamento do cuidado parental entre os parceiros reprodutivos é uma estratégia que aumenta a quantidade de



cuidado e é capaz de maximizar o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Skutch, 1957). Além disso, quanto maior o período de fidelidade de um casal, maior é a importância da condição física do parceiro para futuros eventos de reprodução, o que favorece o investimento similar entre os sexos para a reprodução e para os comportamentos de cuidado parental (Emlen & Oring, 1977).

Nas espécies com modo de cuidado biparental, o investimento ótimo de um indivíduo não depende apenas do *trade-off* entre o benefício do investimento para a prole e o custo para a sua própria sobrevivência e futura reprodução, mas também depende do investimento realizado pelo parceiro reprodutivo (Trivers, 1972; Smith, 1977; Hounston *et al.*, 2005; Alonzo, 2009). Dessa forma, o investimento na reprodução pode ser caracterizado como um jogo, onde um indivíduo pode tentar aumentar o investimento do parceiro reprodutivo com o objetivo de diminuir o seu próprio investimento e aumentar sua sobrevivência (Chase, 1980; Burger, 1981; Westneat & Sargent, 1996; Harrison *et al.*, 2009). Assim, para que o modo de cuidado biparental seja uma estratégia estável, cada indivíduo pode reduzir sua contribuição no cuidado parental ainda mantendo cuidado suficiente para a sobrevivência da prole atual, ou até mesmo fazer uma compensação incompleta da contribuição no investimento reprodutivo em resposta à redução da contribuição do parceiro reprodutivo (Winkler, 1987; Markman *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 2009; Meade *et al.*, 2011).

Apesar da teoria sugerir que o esforço reprodutivo total da fêmea e do macho é similar nas espécies socialmente monogâmicas e com cuidado biparental, o gasto de energia inicial para a produção dos gametas é diferente devido à anisogamia (Westneat & Sargent, 1996). No ovo estão todos os nutrientes necessários para o desenvolvimento do embrião, exceto o oxigênio, e o peso de um ovo é aproximadamente 10% do peso da fêmea. Em uma ninhada, como são postos vários ovos, o peso total de uma postura pode facilmente atingir a metade do peso da fêmea (Perrins, 1996; Monaghan & Nager, 1997). Dessa forma, mesmo em espécies socialmente monogâmicas com cuidado biparental em que o esforço reprodutivo total é similar entre os sexos, fêmeas e machos podem possuir diferenças no investimento em cada uma das etapas da reprodução (Burger, 1981; Mitrus *et al.*, 2010).

Os sexos da família Furnariidae são monomórficos (Skutch, 1996; Sick, 1997), mas para *Xenops minutus mexicanus* e *Automolus ochrolaemus cervinigularis* os comprimentos de asa e de cauda dos machos são ligeiramente maiores que os das fêmeas (Winker *et al.*, 1994) e para *Furnarius rufus* o canto é sexualmente distinto (Roper, 2005). A monogamia social e a aparente igualdade no investimento em cuidado parental entre os sexos são comuns na família, sendo que ambos os parceiros reprodutivos contribuem para a construção do ninho, incubação dos ovos, alimentação dos ninhegos e filhotes, e retirada de sacos de fezes para manutenção da limpeza do ninho (Skutch, 1996). No cuidado parental de *Aphrastura spinicauda* existe diferença no investimento da fêmea e do macho durante a fase de alimentação dos ninhegos (Moreno *et al.*, 2007). A diferença é que o macho fica mais tempo no ninho chocando os filhotes e que a fêmea retira sacos de fezes do ninho com maior frequência. Na espécie *Furnarius figulus* ambos os parceiros reprodutivos realizam o mesmo número de visitas e despendem a mesma quantidade de tempo no ninho durante a incubação dos ovos (Lagos *et al.*, 2005).

A família Furnariidae é uma das mais ricas em espécies no hemisfério ocidental (Claramunt, 2010), mas os estudos sobre o cuidado parental com espécies dessa família e também com espécies tropicais são escassos (Skutch, 1996; Medeiros & Alves, 2010; Robinson *et al.*, 2010). Assim, esse estudo foi realizado para avaliar o investimento de tempo pela fêmea e pelo macho da espécie *Furnarius rufus* em comportamentos de cuidado parental. Devido às questões discutidas acima sobre o investimento em cuidado parental em espécies com sistema de acasalamento socialmente monogâmico, comportamento de cuidado biparental e à anisogamia, é esperado que o macho tenha maior investimento reprodutivo que a fêmea nos comportamentos de cuidado parental, para igualar as contribuições dos sexos, em ao menos umas das fases da reprodução – construção do ninho, incubação dos ovos ou alimentação dos ninhegos. Com isso, a seguinte hipótese foi testada: durante a fase de construção do ninho, e/ou de incubação dos ovos, e/ou de alimentação dos ninhegos o investimento em cuidado parental do macho é maior que o da fêmea. Durante a fase de alimentação dos ninhegos também foram testadas as seguintes hipóteses: a duração média da visita ao ninho diminui da mesma forma para fêmeas e machos com o avanço da idade dos ninhegos, e a taxa de visitas ao ninho aumenta da mesma forma para fêmeas e para machos com o

aumento do número de ovos eclodidos no ninho e com o avanço da idade dos ninhegos. Assim, através dos comportamentos de cuidado parental, é esperado demonstrar como os sexos mantêm a igualdade das suas contribuições para a reprodução nesta espécie que possui alto investimento para a construção de ninhos grandes e complexos.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Espécie estudada

*Furnarius rufus* (Gmelin, 1788), popularmente conhecida como João-de-barro, é uma espécie monomórfica, socialmente monogâmica e territorialista, que constrói um ninho grande e complexo. O sexo pode ser identificado através do canto (Roper, 2005) e os casais podem permanecer unidos por mais de uma estação reprodutiva (Fraga, 1980; Sick, 1997). Possui ampla distribuição no Brasil, Argentina, Bolívia, Paraguai e Uruguai (Figura 1). No Brasil, pode ser encontrada desde o estado do Rio Grande do Sul até a região nordeste do país (Sick, 1997). Recentemente foi registrada na região norte do Brasil (J. B. Pinho, com. pess.), provavelmente em razão do avanço de áreas agropecuárias nas regiões da Floresta Amazônica. A espécie é considerada sinantrópica, pois além de ocorrer em savanas e planícies abertas, frequentemente é observada em áreas urbanas (Vaurie, 1980; Figueiredo, 1995). Tanto fêmeas quanto machos defendem o território durante todo o ano, principalmente na época reprodutiva (Fraga, 1980; Figueiredo, 1995).

O ninho, que é característico da espécie e em formato de forno (Figura 2), pode ser construído pelo casal durante todo o ano. O casal constrói ou reforma um novo ninho a cada estação reprodutiva (Sick, 1997), geralmente em ramos relativamente horizontais e grossos, além de estruturas artificiais como janelas de edifícios e topo de postes de iluminação (Fraga, 1980; Figueiredo, 1995). O ninho provavelmente desempenha papel importante no sucesso reprodutivo (Martin & Li, 1992), pois além de oferecer a segurança de um ninho do tipo cavidade contra a predação (Figueiredo, 1995), ele não depende da competição por cavidades naturais para ser construído (Collias, 1997), mas esta possibilidade nunca foi testada. O material utilizado para sua construção é o barro, além de fibras vegetais, cabelo, pedregulhos e estrume, que ajudam a evitar que o ninho possua rachaduras (Figueiredo, 1995; obs. pess.). Após o término da construção a câmara de incubação é forrada por palha (Sick, 1997). O peso médio de cada ninho seco é 4 kg e o tempo total gasto para a construção é dependente da chuva, sendo mais curto quando a chuva é fina e contínua (Fraga, 1980; Sick, 1997). Durante a construção do ninho os indivíduos passam por longos períodos de atividade, levando e ajeitando o material utilizado para a construção, intercalados por períodos de completa

inatividade dos comportamentos de construção (Vaz-Ferreira & Palerm, 1973a; 1973b; obs. pess.). A construção de um ninho pode levar desde 18 dias até um mês quando as chuvas escasseiam (Sick, 1997), e na cidade de Curitiba há registros variando desde nove dias até seis meses (Pereira, 2003).

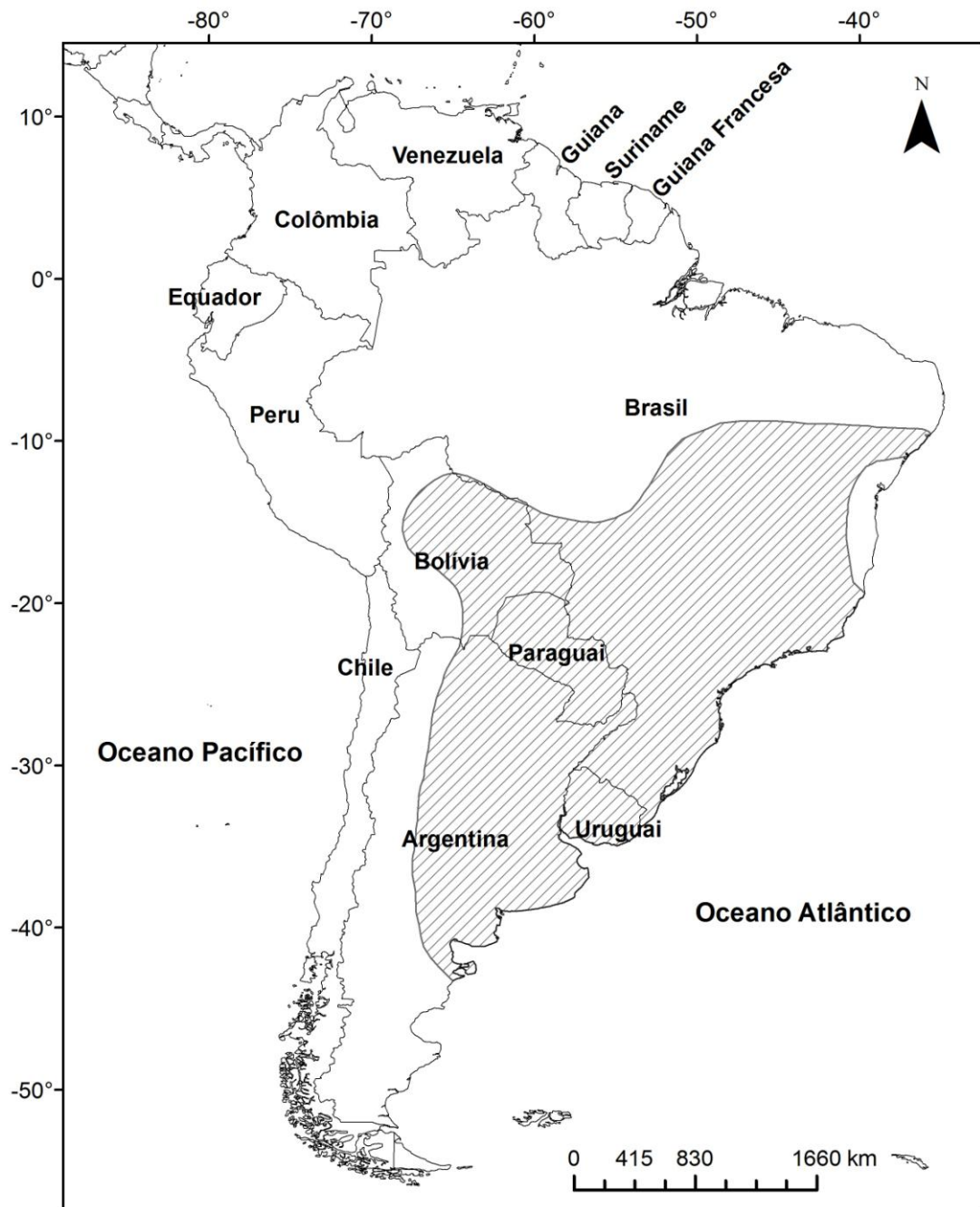


Figura 1 – Distribuição da espécie *Furnarius rufus* (Gmelin, 1788), popularmente conhecida como João-de-barro, na América do Sul. Fonte: dados disponibilizados por NatureServe (2003) em colaboração com Robert Ridgely, James Zook, The Nature Conservancy – Migratory Bird Program, Conservation International – CABS, World Wildlife Fund – US, e Environment Canada – WILDSpace.

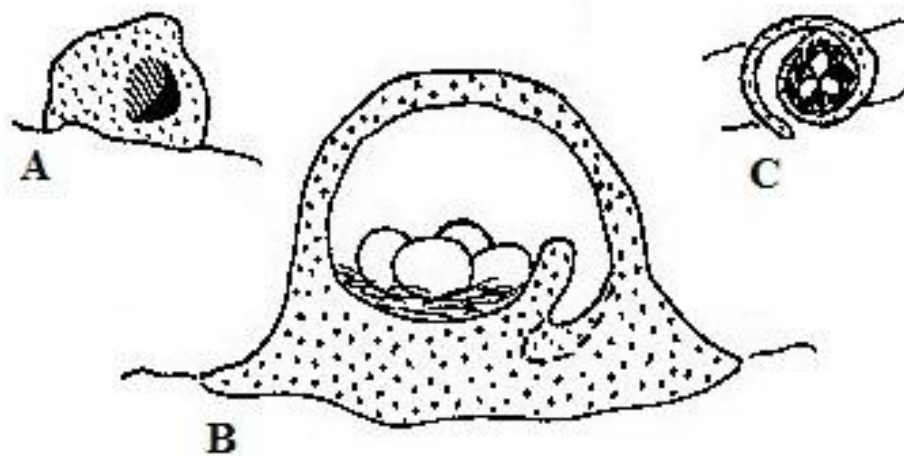


Figura 2 – Ninho de *Furnarius rufus*. A) Vista externa do ninho; B) Vista interna (corte longitudinal) mostrando o vestibulo e a câmara de incubação; e C) Vista interna (corte transversal), mostrando o vestibulo e a câmara de incubação. Fonte: adaptação de Sick (1997).

O início do ciclo reprodutivo é dependente da região, e em Curitiba tende a começar no final de agosto ou início de setembro (J. J. Roper, com. pess.). A postura é de dois a quatro ovos, postos com intervalo de dois dias (Fraga, 1980; Sick, 1997; Pereira, 2003; Rodriguez, 2009) e o peso médio de cada ovo corresponde a 12% do peso da fêmea (Fraga, 1980). Em Curitiba, dois ninhos foram encontrados com postura de cinco ovos (J. J. Roper, com. pess.). A atividade de incubação dos ovos é realizada por ambos os sexos durante o dia e o período de incubação é de 16 a 17 dias (Fraga, 1980; Figueiredo, 1995; Sick, 1997). A duração do período de incubação para a cidade de Curitiba é de 18 a 19 dias (Rodriguez, 2009; obs. pess.). A eclosão dos ovos geralmente é assincrônica (Fraga, 1980), mas em Curitiba a eclosão é tanto assincrônica como sincrônica (Rodriguez & Roper, 2011). Após a eclosão dos ovos os filhotes são chocados até que atinjam a habilidade de regular a sua temperatura, sendo que eles permanecem no ninho aos cuidados dos pais de 24 a 26 dias (Fraga, 1980; Figueiredo, 1995; obs. pess.), mas em Curitiba já foi registrado até 29 dias (Rodriguez, 2009). Ambos os sexos também estão envolvidos nas atividades de cuidado parental com os ninhegos, incluindo a entrega de alimento e a retirada de sacos de fezes do ninho (Fraga, 1980).

## 2.2 Área de estudo

O estudo foi realizado no Campus Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná (25°27' S, 49°13' W), cidade de Curitiba – PR. O campus está localizado em um bairro residencial da cidade, caracterizado pela presença de casas, sobrados, terrenos baldios e praças, onde é comum observar indivíduos e ninhos de *Furnarius rufus*. A área do campus possui desde fragmentos de floresta secundária, com a presença de *Araucaria angustifolia* (Pinheiro do Paraná), até áreas abertas com construções da universidade. A área onde os casais de *F. rufus* foram observados durante o estudo é composta por áreas gramadas com árvores de médio e grande porte, isoladas ou em pequenos grupos, intercaladas por construções como prédios, cantinas, estacionamentos, quadras, campos esportivos e vias de circulação local. Os ninhos observados na área de estudo foram comumente construídos nos troncos das árvores, nas janelas dos prédios e nos postes de iluminação espalhados pelo campus.

## 2.3 Captura e marcação dos indivíduos

Indivíduos adultos de *Furnarius rufus* foram capturados e marcados com combinações únicas de anilhas coloridas e metálicas (com códigos numéricos do CEMAVE – Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres). A identificação do sexo foi posteriormente realizada através do canto devido à característica monomórfica da espécie (Roper, 2005).

Os indivíduos foram capturados e marcados a partir do mês de maio de 2010 até o final da estação reprodutiva. O método convencional de captura de aves utilizando rede de neblina não foi utilizado. Isso foi em razão da espécie *F. rufus* ocorrer em áreas abertas e possuir alta capacidade de detecção da rede de neblina, tornando esse método ineficaz. Assim, as capturas que ocorreram durante os meses fora da estação reprodutiva foram realizadas utilizando gaiolas do tipo grade. Para capturar um indivíduo as gaiolas foram iscadas com pão e colocadas na área comumente ocupada pelo indivíduo, e posteriormente desarmadas pelo observador que aguardava até que o indivíduo entrasse na gaiola (método senta-espera). As capturas que ocorreram durante a estação reprodutiva foram realizadas através da colocação de uma armadilha tipo covo, adaptada para a captura de aves, na entrada

do ninho durante a fase de incubação dos ovos. A armadilha foi acoplada a uma haste extensora para alcançar a altura do ninho. Para capturar o indivíduo que estava incubando os ovos, a armadilha era colocada na entrada do ninho e posteriormente desarmada pelo observador que aguardava até que ele saísse do ninho (método senta-espera).

## **2.4 Comportamento de cuidado parental**

Os comportamentos de cuidado parental durante as fases de construção do ninho, incubação dos ovos e alimentação dos ninhegos foram observados entre agosto de 2010 e janeiro de 2011. As sessões de observação foram realizadas em um casal de cada vez, o que permitiu que a fêmea e o macho fossem observados simultaneamente durante a coleta dos dados. As observações dos comportamentos dos indivíduos foram feitas com um binóculo ou uma luneta, o que permitiu que o observador mantivesse distância do ninho suficiente para que não interferisse no comportamento dos indivíduos.

Nas sessões de observação, durante a fase de construção do ninho, os horários (hh:mm:ss) em que cada um dos indivíduos do casal chegava e saía do ninho foram registrados, o que permitiu a obtenção do intervalo de tempo (s) que cada indivíduo permaneceu dentro e fora do ninho. Assim, foi possível calcular a duração média da visita ao ninho (s) e a duração média do intervalo fora do ninho (s) de cada indivíduo durante cada sessão de observação pela razão entre o somatório da duração dos intervalos e o total de intervalos na sessão de observação. Também foi possível calcular a taxa de permanência no ninho (min/h), que é a proporção de tempo que cada indivíduo permaneceu dentro do ninho durante cada sessão de observação, pela razão entre o somatório dos intervalos dentro do ninho e a duração da sessão de observação. Para obter a taxa de permanência no ninho em minutos por hora o valor obtido foi multiplicado pela constante 60. Além disso, durante as sessões de observação também foi possível obter o número de visitas realizadas ao ninho e o número de vezes que os indivíduos chegavam ao ninho com barro no bico. A partir do número de visitas realizadas ao ninho por cada indivíduo durante cada sessão de observação, a taxa de visitas (visitas/h) dos indivíduos foi calculada pela



razão entre o número de visitas e a duração da sessão de observação dividida pela constante 3600.

Para a realização das sessões de observação, durante a fase de construção do ninho, foram feitas buscas diárias na área de estudo por casais em atividade de comportamento de construção. Sempre que um casal foi encontrado em atividade foi realizada uma sessão de observação. Em razão do comportamento de construção do ninho ser variável no tempo, pois os indivíduos possuem intensos períodos de atividade intercalados por períodos de completa inatividade (Vaz-Ferreira & Palerm, 1973a; 1973b; obs. pess.), além de intensa atividade de construção durante períodos prolongados de chuva fina e de baixa atividade em dias mais secos (Sick, 1997), as sessões de observação que não atingiram ao menos cinco visitas ao ninho, incluindo tanto visitas da fêmea quanto do macho, não foram utilizadas para as análises.

Na fase da incubação dos ovos, quando ambos os membros do casal ou apenas um deles é visível fora do ninho, a área onde os indivíduos eram comumente observados foi amostrada. A amostragem foi realizada a partir de uma visita na área para determinar qual sexo estava fora do ninho, sem realizar a incubação dos ovos. Assim, nas situações em que apenas um dos indivíduos do casal foi encontrado, foi concluído que o outro indivíduo estava dentro do ninho incubando os ovos. Durante essa fase da reprodução cada casal foi amostrado no mínimo cinco vezes para determinar se a probabilidade do indivíduo encontrado fora do ninho é influenciada pelo sexo.

Durante as sessões de observação na fase de alimentação dos ninhegos, da mesma forma como na fase de construção do ninho, os horários (hh:mm:ss) em que cada um dos indivíduos do casal chegava e saía do ninho foram registrados, permitindo obter o intervalo de tempo (s) que cada indivíduo permaneceu dentro e fora do ninho. Assim, foi possível calcular a duração média da visita ao ninho (s), a duração média do intervalo fora do ninho (s) e a taxa de permanência no ninho (min/h) da mesma forma como durante a fase de construção do ninho. Também foi possível obter o número de visitas realizadas ao ninho e o número de vezes que os indivíduos saíam do ninho carregando sacos de fezes no bico. A taxa de visitas (visitas/h) de cada indivíduo durante cada sessão de observação foi calculada da mesma forma como durante a fase de construção do ninho.

Durante essa fase da reprodução foram realizadas sete sessões de observação em cada casal. Cada sessão de observação foi realizada até que um dos sexos, o mais ativo, atingisse o total de cinco visitas ao ninho. As sessões começaram a ser feitas a partir do sexto dia após a eclosão dos ovos, pois durante os primeiros dias a atividade de cuidado parental é baixa (Morehouse & Brewer, 1968; Fraga, 1980). As sete sessões de observação foram distribuídas em intervalos iguais durante o período que os filhotes permanecem dentro do ninho, sendo realizada uma sessão aproximadamente a cada três dias.

A reprodução de *Furnarius rufus* foi monitorada para registrar a data da eclosão dos ovos e o número de ovos eclodidos. Como a eclosão dos ovos foi sincrônica na maioria dos ninhos monitorados, a idade dos ninhegos foi contada a partir do dia da eclosão dos ovos. Nos ninhos construídos até sete metros de altura, máximo alcançado com o auxílio de uma escada, as revisões foram realizadas com o uso de um espelho preso a uma haste articulada e uma lanterna que auxiliaram na visualização da câmara de incubação. Portanto, nesses ninhos foi possível obter informações da data de eclosão dos ovos e do número de ovos eclodidos. Porém, nos ninhos acima de sete metros de altura, os quais não foi possível alcançar com a ajuda da escada, a data de eclosão dos ovos foi estimada a partir da observação dos comportamentos dos adultos e o número de ovos eclodidos não foi obtido.

## 2.5 Análises

Para comparar os comportamentos de cuidado parental entre os sexos durante a fase de construção do ninho e de alimentação dos ninhegos foi utilizado o teste- $t$  pareado. Assim, os valores obtidos em cada sessão de observação para cada um dos membros de cada casal foram pareados, obtendo a diferença entre o valor da fêmea e o valor do macho. As sessões de observação em que não foram registradas atividades de comportamento parental por um dos membros do casal foram excluídas das análises. Os valores da duração média da visita ao ninho (s), do intervalo médio fora do ninho (s), da taxa de permanência no ninho (min/h) e da taxa de visitas ao ninho (visitas/h) foram comparados por teste  $t$  pareado. Quando o conjunto desses valores não atendeu a premissa da normalidade para a realização do teste- $t$  pareado, os valores foram transformados com a utilização do logaritmo

natural (ln). Adicionalmente, quando a normalidade dos dados ainda não foi alcançada com essa transformação, os valores foram comparados por teste T de Wilcoxon.

O número de chegadas ao ninho com barro no bico durante a fase de construção do ninho e o número de saídas do ninho carregando sacos de fezes durante a fase de alimentação dos ninhegos de fêmeas e de machos foram comparados através do teste de independência. A frequência que as fêmeas e os machos foram encontrados nos territórios durante a fase de incubação dos ovos também foi comparada utilizando o teste de independência.

A análise de covariância (ANCOVA) foi utilizada para analisar o efeito da idade dos ninhegos e do sexo dos indivíduos adultos na duração média da visita ao ninho (s), e o efeito do número de ovos eclodidos, da idade dos ninhegos e do sexo dos indivíduos adultos na taxa de visitas ao ninho (visitas/h). As variáveis – duração média da visita ao ninho e taxa de visitas ao ninho – foram transformadas com a utilização do logaritmo natural (ln) para atender a premissa da normalidade dos resíduos.

### 3 RESULTADOS

Durante a fase de construção do ninho, entre os 22 casais observados, o número de sessões de observação realizadas por casal variou de 1 a 8 (moda = 2) e o número de visitas observadas por casal variou de 8 a 73 (mediana = 27,5). Alguns ninhos tiveram menor número de sessões, e, portanto de visitas, em razão da construção do ninho já estar quase finalizada no dia em que foram encontrados. As sessões de observação dos comportamentos de construção do ninho totalizaram 38 h 32 min.

Na fase de construção do ninho a duração média da visita ao ninho (s) da fêmea (média  $\pm$  erro padrão = 134,14  $\pm$  10,76) foi cerca de 23 segundos maior que a do macho (média  $\pm$  erro padrão = 111,12  $\pm$  8,61; Tabela 1; Figura 3). Enquanto o intervalo médio fora do ninho (s), a taxa de permanência no ninho (min/h) e a taxa de visitas ao ninho (visitas/h) foram semelhantes entre os sexos (Tabela 1, Figuras 3 e 4). Também, a frequência de visitas realizadas ao ninho pelas fêmeas (n = 240) e pelos machos (n = 269) com barro no bico durante a construção foi semelhante ( $\chi^2 = 0,63$ ; gl = 1; p = 0,427; Figura 5).

Tabela 1 – Teste *t* pareado realizado a partir da diferença entre os valores da fêmea (F) e do macho (M) de cada casal de *Furnarius rufus*, em cada sessão de observação, durante a fase de construção do ninho.

Variável medida	Diferença média $\pm$ erro padrão	gl	t	Investimento
Duração média da visita ao ninho(s)	23,02 $\pm$ 8,67	61	2,7	F > M*
Intervalo médio fora do ninho (s)	16,36 $\pm$ 26,87	61	0,6	F = M
Taxa de permanência no ninho (min/h)	2,29 $\pm$ 1,53	65	1,5	F = M
Taxa de visitas (visitas/h) <sup>a</sup>	-0,03 $\pm$ 0,07	65	0,5	F = M

<sup>a</sup>Valores das fêmeas e dos machos transformados com a utilização do logaritmo natural (ln).

\*p < 0,05

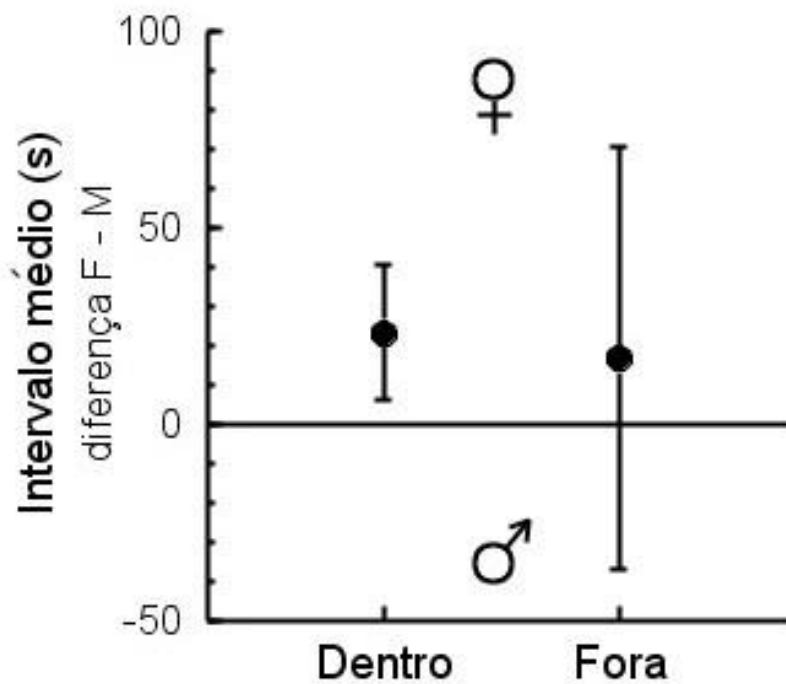


Figura 3 – Comparação da duração média da visita ao ninho (Dentro) e do intervalo médio fora do ninho (Fora) entre os sexos de *Furnarius rufus* durante a fase de construção do ninho. A diferença foi obtida pelo valor médio da fêmea menos o valor médio do macho. As barras são o intervalo de confiança de 95%.

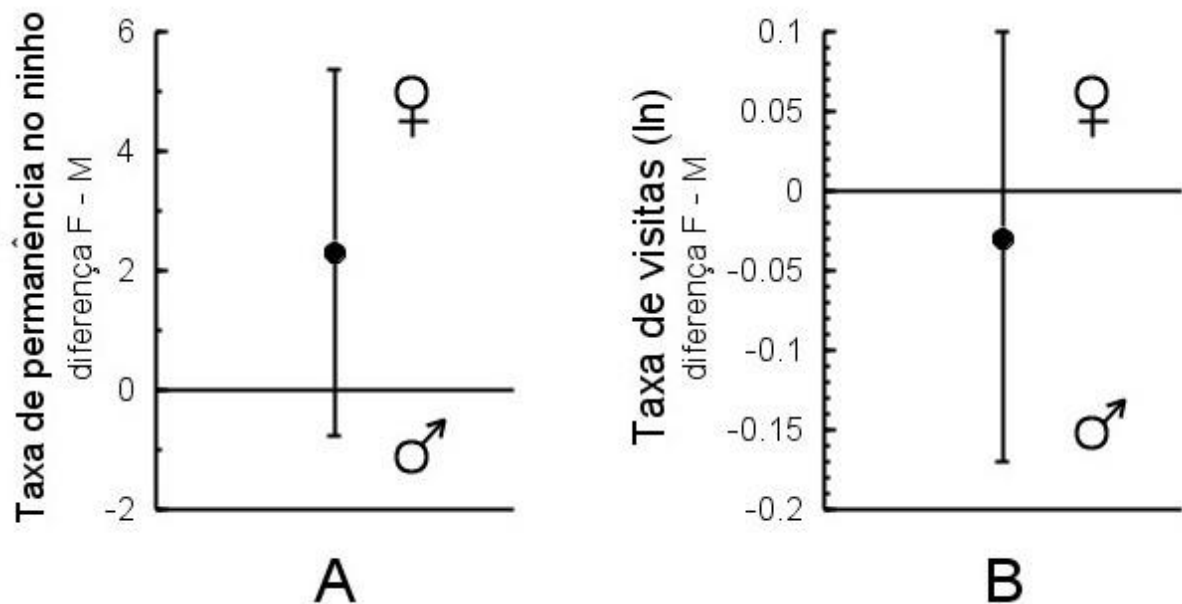


Figura 4 – A) Comparação da taxa de permanência no ninho (min/h) e B) da taxa de visitas realizadas ao ninho (visitas/h) entre os sexos de *Furnarius rufus* durante a fase de construção do ninho. A diferença foi obtida pela taxa da fêmea menos a taxa do macho. As barras são o intervalo de confiança de 95%. No gráfico B os valores da taxa de visitas ao ninho das fêmeas e dos machos foram transformados com a utilização do logaritmo natural (ln).

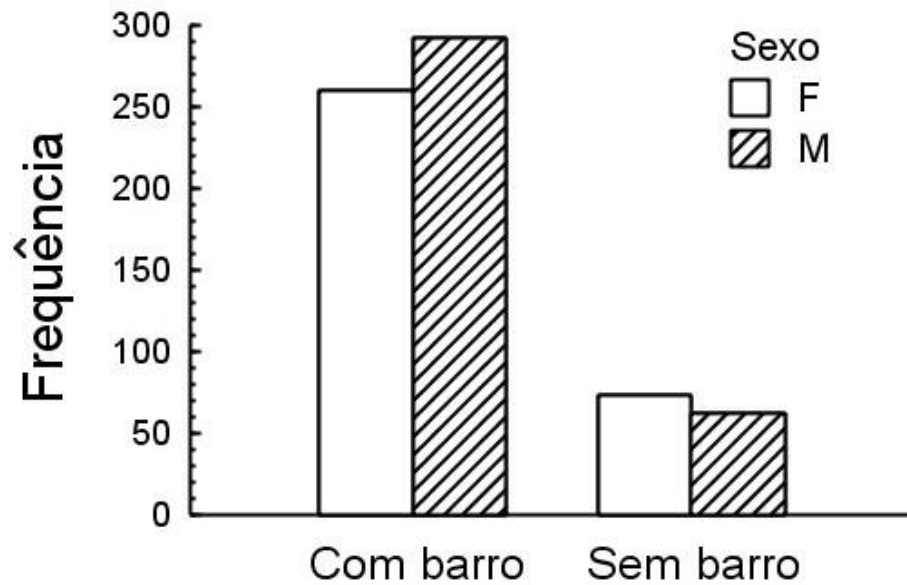


Figura 5 – Comparação da frequência de visitas realizadas ao ninho pelas fêmeas (F) e pelos machos (M) de *Furnarius rufus*, com e sem barro no bico, durante a fase de construção do ninho. \*O teste de independência indicou não existir diferença entre os sexos.

Durante a fase de incubação dos ovos 16 casais foram acompanhados e o número de vezes que cada casal foi amostrado variou de cinco a oito (moda = 5). A frequência que as fêmeas foram encontradas fora do ninho ( $n = 48$ ) foi menor que a dos machos ( $n = 63$ ;  $\chi^2 = 5,23$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,022$ ; Figura 6).

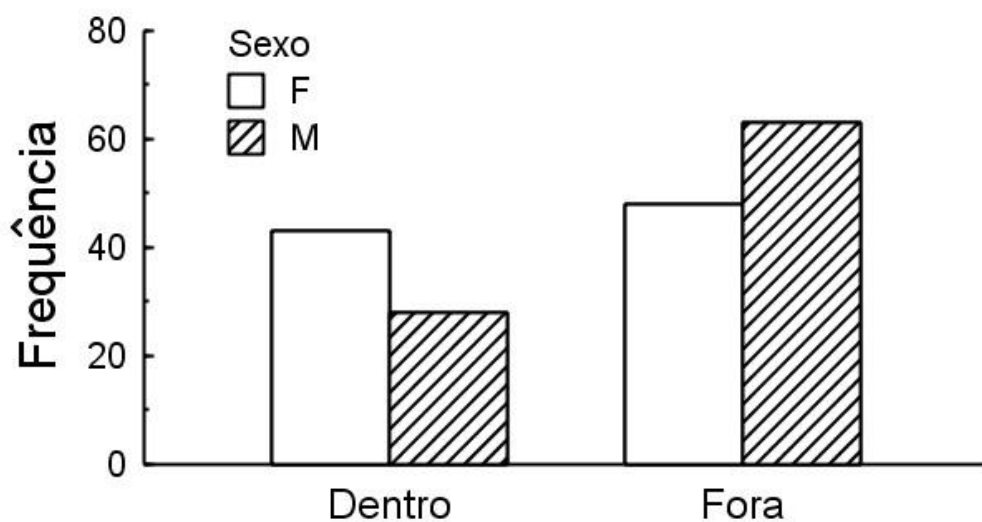


Figura 6 – Comparação da frequência que as fêmeas (F) e os machos (M) de *Furnarius rufus* foram encontrados dentro e fora do ninho durante a fase de incubação dos ovos. \*O teste de independência indicou existir diferença entre os sexos.

Durante a fase de alimentação dos ninhegos 17 casais foram acompanhados e o número de sessões de observação em cada casal variou de 4 a 7 (moda = 7). Para cinco desses casais, o número de sessões de observação foi menor do que sete devido a fortes chuvas na área de estudo que ocasionou a queda de alguns ninhos e de alguns filhotes deixarem o ninho antes da data prevista. As observações dos comportamentos de cuidado parental durante essa fase da reprodução totalizaram 57 h 59 min.

Na fase de alimentação dos ninhegos a duração média da visita ao ninho (s) da fêmea (mediana = 5,3) foi maior que a do macho (mediana = 4; Tabela 2; Figura 7), da mesma forma que a taxa de permanência no ninho (min/h) da fêmea (mediana = 0,71) foi maior que a do macho (mediana = 0,67; Tabela 2; Figura 8). Já a taxa de visitas ao ninho (visitas/h) do macho (média  $\pm$  erro padrão =  $10,6 \pm 0,8$ ) foi cerca de 2 visitas/h maior que a da fêmea (média  $\pm$  erro padrão =  $8,6 \pm 0,6$ ; Tabela 2; Figura 8), enquanto o intervalo médio fora do ninho (s) foi semelhante entre os sexos (Tabela 2, Figura 7). Os sexos também diferiram na frequência de sacos de fezes retirados do ninho. A frequência que as fêmeas ( $n = 86$ ) retiraram sacos de fezes do ninho foi maior que a dos machos ( $n = 54$ ;  $\chi^2 = 11,43$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,001$ ; Figura 9).

Tabela 2 – Teste  $t$  pareado e teste T de Wilcoxon realizados a partir da diferença entre os valores da fêmea (F) e do macho (M) de cada casal de *Furnarius rufus*, em cada sessão de observação, durante a fase de alimentação dos ninhegos.

Variável medida	Diferença média $\pm$ erro padrão	gl	$t$	Investimento
Intervalo médio fora do ninho (s) <sup>a</sup>	$0,12 \pm 0,11$	86	1,1	F = M
Taxa de visitas (visitas/h)	$-2,01 \pm 0,95$	103	2,1	F < M*
	Mediana da diferença	n	T	Investimento
Duração média da visita ao ninho (s)	0,87	87	738	F > M*
Taxa de permanência no ninho (min/h)	0,31	105	1069	F > M*

<sup>a</sup>Valores das fêmeas e dos machos transformados com a utilização do logaritmo natural (ln).

\* $p < 0,05$

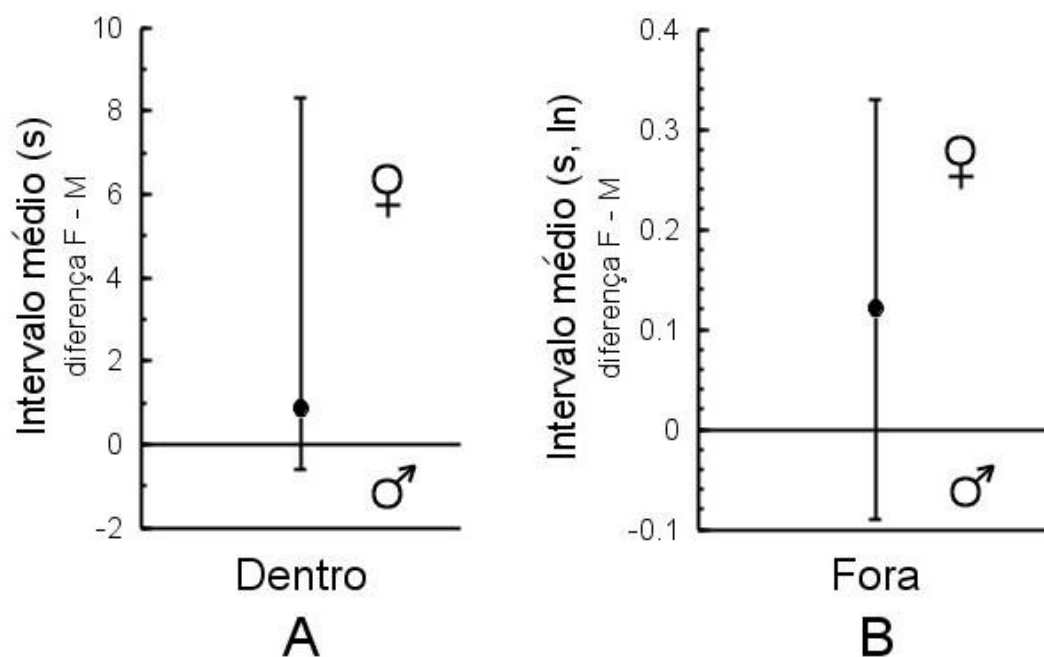


Figura 7 – A) Comparação da duração média da visita ao ninho (s) e B) do intervalo médio fora do ninho (s) entre os sexos de *Furnarius rufus* durante a fase de alimentação dos ninhegos. A diferença foi obtida pelo valor médio da fêmea menos o valor médio do macho. Em A as barras são os quartis, e em B as barras são o intervalo de confiança de 95%. No gráfico B os valores do intervalo médio fora do ninho das fêmeas e dos machos foram transformados com a utilização do logaritmo natural (ln).

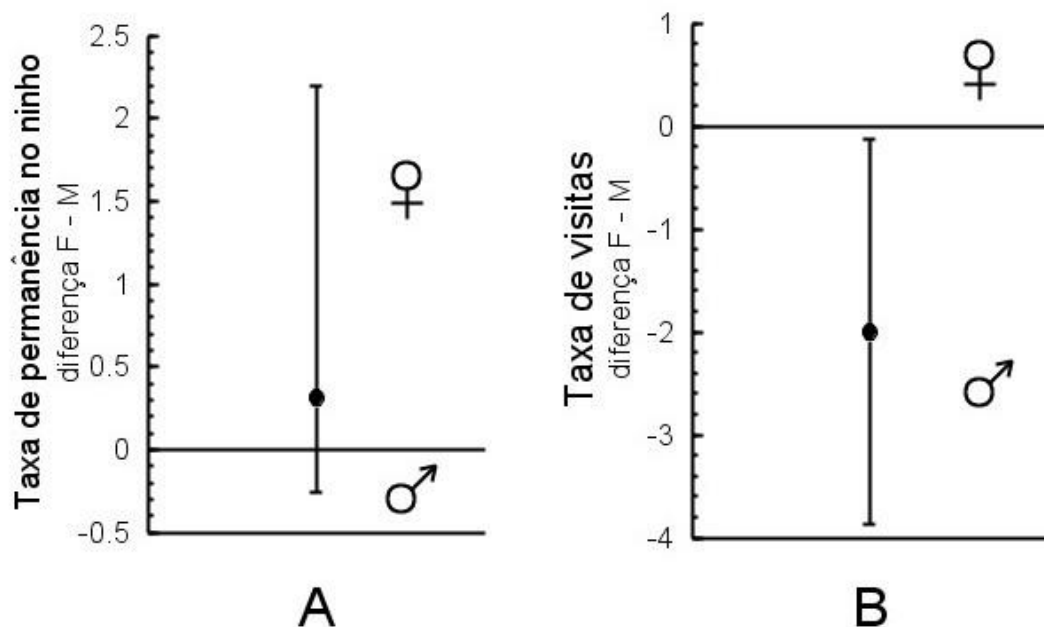


Figura 8 – A) Comparação da taxa de permanência no ninho (min/h) e B) da taxa de visitas realizadas ao ninho (visitas/h) entre os sexos de *Furnarius rufus* durante a fase de alimentação dos ninhegos. A diferença foi obtida pela taxa da fêmea menos a taxa do macho. Em A as barras são os quartis, e em B as barras são o intervalo de confiança de 95%.



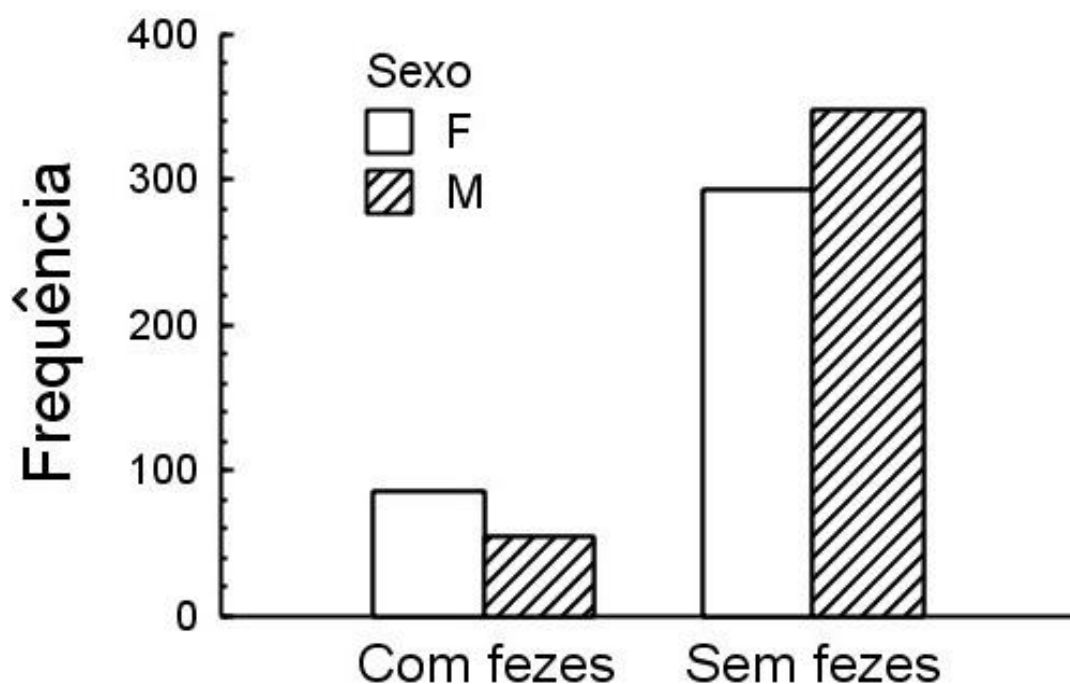


Figura 9 – Comparação da frequência de saídas do ninho realizadas pelas fêmeas (F) e pelos machos (M) de *Furnarius rufus*, com e sem fezes no bico, durante a fase de alimentação dos ninhos. \*O teste de independência indicou existir diferença entre os sexos.

A partir da análise de covariância (ANCOVA) com os ninhos em que foi possível calcular a idade dos ninhos ( $n = 17$ ), foi verificado que a duração média da visita ao ninho diminuiu com a idade dos ninhos e diferiu entre os sexos (Tabela 3, Figura 10). A duração média da visita ao ninho da fêmea foi cerca de 0,32 segundos maior que a do macho. A partir dos ninhos em que também foi possível obter o número de ovos eclodidos ( $n = 13$ ), foi verificado que a taxa de visitas ao ninho aumentou com o número de ovos eclodidos no ninho e diferiu entre os sexos (Tabela 3, Figura 11). A taxa de visitas realizadas ao ninho pelo macho foi cerca de 0,2 visitas/h maior que a da fêmea.

Tabela 3 – Análise de covariância (ANCOVA) realizada a partir da duração média da visita ao ninho e da taxa de visitas realizadas ao ninho da espécie *Furnarius rufus* durante a fase de alimentação dos ninhegos. As variáveis explanatórias foram: sexo dos indivíduos adultos (sexo), idade dos ninhegos (idade), número de ovos eclodidos (ovos) e as interações possíveis.

Variável	Variável explanatória	gl	F
Duração média da visita ao ninho (s) <sup>a</sup>	idade	1	109,9*
	sexo	1	6,2*
	idade*sexo	-	-
Taxa de visitas (visitas/h) <sup>a</sup>	ovos	1	21,5*
	idade	-	-
	sexo	1	3,8**
	ovos*idade	-	-
	ovos*sexo	-	-
	idade*sexo	-	-
	ovos*idade*sexo	-	-

<sup>a</sup>Valores transformados com a utilização do logaritmo natural (ln).

\*p < 0,05; \*\*p = 0,05

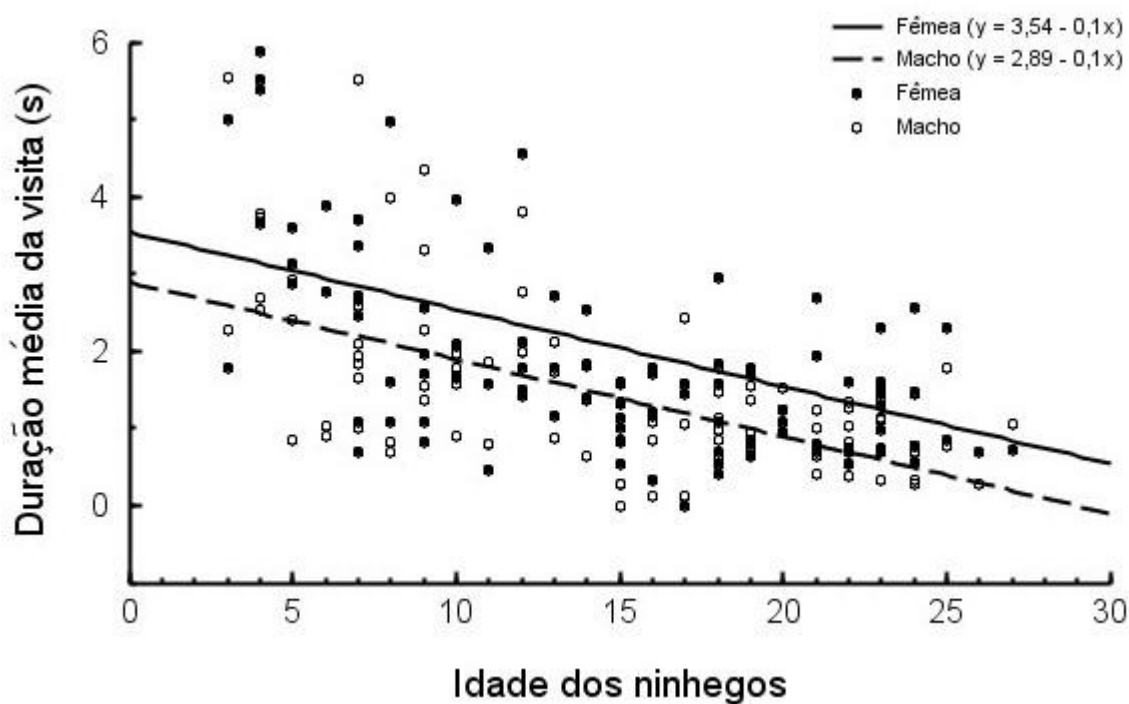


Figura 10 – Comparação da duração média da visita ao ninho (s) em função da idade dos ninhegos e do sexo dos indivíduos adultos na espécie *Furnarius rufus* durante a fase de alimentação dos ninhegos.

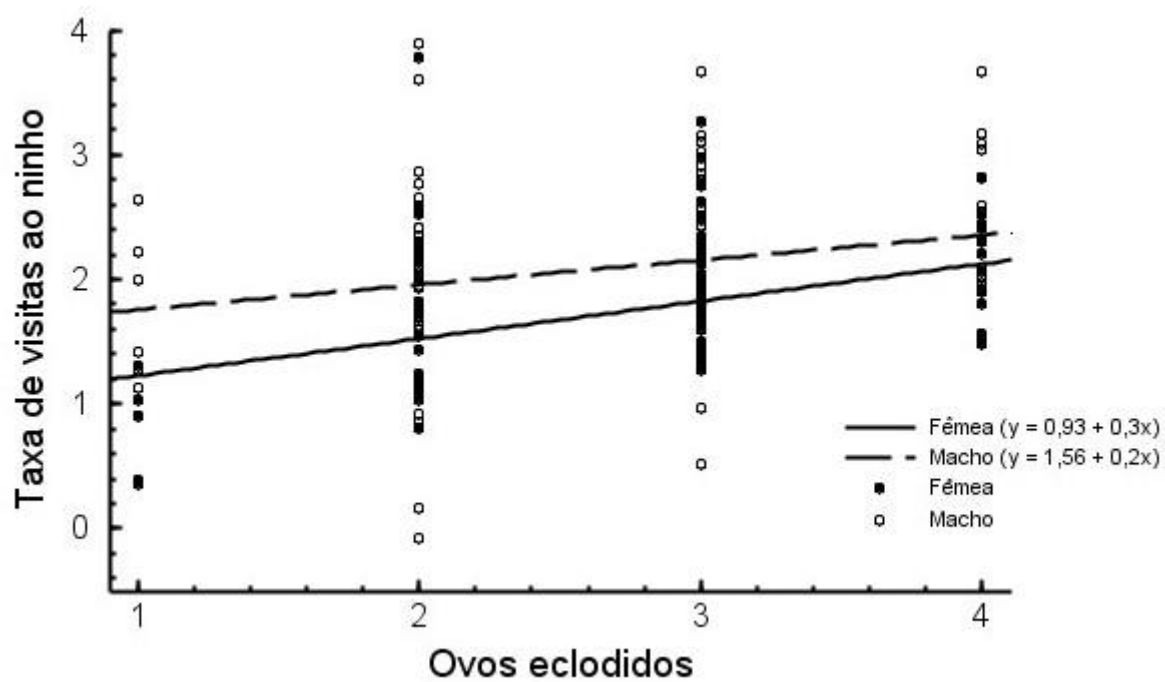


Figura 11 – Comparação da taxa de visitas realizadas ao ninho (visitas/h) em função do número de ovos eclodidos e do sexo dos indivíduos adultos na espécie *Furnarius rufus* durante a fase de alimentação dos ninhegos.

## 4 DISCUSSÃO

O investimento em cuidado parental durante o ciclo reprodutivo foi diferente entre os sexos, podendo ser interpretado como maior investimento do macho em relação à fêmea. Porém, durante a fase de construção do ninho o investimento parental foi semelhante entre os sexos, já que o intervalo médio fora do ninho, a taxa de permanência no ninho, a taxa de visitas e a frequência de visitas ao ninho com barro no bico foram similares. Durante a fase de incubação dos ovos a fêmea possuiu maior frequência de incubação que o macho. Na fase de alimentação dos ninhegos, a duração média da visita ao ninho e a taxa de permanência no ninho da fêmea foram maiores que as do macho, e a taxa de visitas do macho foi maior que a da fêmea. A duração média da visita ao ninho diminuiu da mesma forma para as fêmeas e para os machos com o avanço da idade dos ninhegos, e a taxa de visitas aumentou de forma semelhante para as fêmeas e para os machos com o aumento do número de ovos eclodidos no ninho.

A semelhança da duração média do intervalo fora do ninho da fêmea e do macho durante a fase de construção do ninho e a fase de alimentação dos ninhegos indica que os sexos possuem a mesma eficiência para encontrar e coletar barro para a construção e itens alimentares para os ninhegos. Portanto, já que ambos os sexos forrageiam em busca dos mesmos recursos e na mesma área, a semelhança na duração média do intervalo fora do ninho demonstra que os sexos possuem o mesmo investimento para realizar essas atividades de coleta (Conrad & Robertson, 1993).

Durante a fase de construção do ninho, a mesma frequência de chegadas ao ninho com barro no bico da fêmea e do macho reforça que existe semelhança no investimento para realizar as atividades de coleta de material para a construção do ninho (Conrad & Robertson, 1993). Também existe semelhança no investimento parental da fêmea e do macho durante essa fase da reprodução na taxa de visitas realizadas ao ninho, já que o deslocamento dos indivíduos até o ninho é uma atividade caracterizada como de alto custo energético (Ar & Yom-Tov, 1978).

A semelhança no investimento parental entre os sexos durante a fase de construção do ninho evidenciada nesse estudo pode ter sido influenciada pelo fato de que muitos casais perderam seus ninhos devido a fortes chuvas e ventos durante

a fase construção, muitos deles antes que ficassem prontos para a postura dos ovos. Assim, foram raros os casais que conseguiram terminar o ninho na primeira tentativa de construção, o que pode ter impossibilitado a detecção de diferenças no investimento parental da fêmea e do macho de *Furnarius rufus* durante essa fase da reprodução.

Nas espécies com modo de cuidado biparental, o compartilhamento do cuidado parental entre os sexos durante a fase de incubação dos ovos é menos comum que durante as fases de construção do ninho e de alimentação dos ninhegos, e tipicamente o investimento do macho é menor que o da fêmea (Silver *et al.*, 1985; Ketterson & Nolan, 1994; Bartlett *et al.*, 2005), como foi observado para *F. rufus* durante a incubação dos ovos. Porém, o investimento parental do macho, mesmo que pequeno, é importante para o desenvolvimento e sucesso dos embriões, pois pode aumentar a frequência total de incubação dos ovos no ninho garantindo que a temperatura dos ovos se mantenha dentro da faixa ótima para o desenvolvimento (White & Kinney, 1974; Farmer, 2000; Gorman *et al.*, 2005; Auer *et al.*, 2007). Além disso, a participação do macho também pode ajudar as fêmeas no *trade-off* entre o tempo gasto na incubação dos ovos e o tempo gasto no forrageamento para suprir seu próprio metabolismo (White & Kinney, 1974; Emlen & Oring, 1977; Ghalambor & Martin, 2002).

É conhecido que o cuidado biparental durante a incubação confere maior proteção aos ovos contra predação (White & Kinney, 1974). Em *F. rufus*, o ninho que é do tipo cavidade já confere proteção aos ovos e ninhegos contra predação devido a suas características (Figueiredo, 1995). Assim, a partir da maior frequência de incubação da fêmea, pode ser sugerido que ela está menos exposta a predação quando comparada ao macho, já que o ninho é tido como um ambiente protegido de eventuais predadores. Além disso, como o macho não alimenta a fêmea no ninho durante a incubação dos ovos e em razão da característica territorialista da espécie (Fraga, 1980; Figueiredo, 1995), também pode ser sugerido que o macho realize com maior frequência que a fêmea comportamentos de defesa do território durante essa fase da reprodução. Se o macho realmente possuir maior frequência de comportamentos de defesa do território, sua exposição a eventuais predadores será maior que a exposição da fêmea, porém nesse trabalho o comportamento de defesa de território não foi observado para permitir fazer tal afirmação.

O investimento em cuidado parental durante a fase de alimentação dos ninhegos foi distinto entre os sexos, já que apenas a duração média do intervalo fora do ninho foi igual entre a fêmea e o macho, indicando semelhança entre os sexos no investimento durante as atividades de coleta de itens alimentares para os ninhegos (Conrad & Robertson, 1993). Durante a fase de alimentação dos ninhegos o número de visitas realizadas por um indivíduo para entregar alimento aos ninhegos é inversamente proporcional ao tempo que ele investe dentro do ninho (Morehouse & Brewer, 1968). Esse *trade-off* foi observado nos indivíduos de *F. rufus*, já que os machos possuíram maior taxa de visitas ao ninho para entregar alimento aos ninhegos e menor duração média da visita ao ninho, ao contrário das fêmeas que possuíram menor taxa de visitas ao ninho e maior duração média da visita ao ninho.

O tempo investido dentro do ninho durante a fase de alimentação dos ninhegos geralmente está relacionado aos comportamentos de chocar e proteger os ninhegos do sol (Morehouse & Brewer, 1968; Johnson & Best, 1982). Porém, a maior taxa de permanência no ninho da fêmea em relação ao macho em *F. rufus* não pode ser associada ao comportamento de proteger os ninhegos do sol devido ao ninho característico da espécie, que por ser em formato de forno, já confere tal proteção aos ninhegos (Fraga, 1980; Sick, 1997). A maior duração média da visita ao ninho da fêmea também não está completamente relacionada ao comportamento de chocar os ninhegos, pois a diferença da duração da visita ao ninho da fêmea em relação ao macho é mantida por todo o período que os ninhegos estão dentro do ninho, inclusive quando eles já possuem capacidade termorregulatória e a duração da visita ao ninho de ambos os sexos é reduzida (Figura 10). Dessa forma, pode ser sugerido que a maior frequência que as fêmeas saem do ninho com sacos de fezes no bico está relacionada à maior duração média da visita ao ninho em relação aos machos. Ou seja, que as fêmeas possuem maior investimento parental na manutenção da limpeza do ninho durante a fase de alimentação dos ninhegos.

As visitas realizadas ao ninho para entregar alimento aos ninhegos são caracterizadas como um comportamento parental que exige alto gasto de energia (Ar & Yom-Tov, 1978). Assim, a maior taxa de visitas realizadas ao ninho pelo macho sugere que ele possua maior gasto de energia em relação à fêmea para entregar alimentos aos ninhegos. O investimento do macho em cuidado parental durante a fase de alimentação dos ninhegos já foi positivamente relacionado à

certeza de paternidade da prole para muitas espécies (Møller, 2000; Møller & Cuervo, 2000; Low *et al.*, 2011). Dessa forma, a maior taxa de visitas realizadas ao ninho pelo macho em relação à fêmea para a alimentação dos ninhegos sugere que a frequência de paternidade extra-par em *F. rufus* é baixa. Porém, não existe nenhum estudo que aborde a existência de cópula extra-par na espécie, e durante a coleta dos dados não foi observado nenhum evento de cópula entre os indivíduos da população observada.

O investimento em cuidado parental da fêmea e do macho é ajustado de acordo com as necessidades da prole (Wright *et al.*, 1998; Ardia, 2007; Low *et al.*, 2011), como a variação no tamanho da prole e na idade dos ninhegos. Em *F. rufus*, a crescente taxa de visitas realizadas ao ninho para alimentar os ninhegos que acompanhou o aumento do número de ovos eclodidos e o decrescente intervalo de tempo dentro do ninho que acompanhou a crescente idade dos ninhegos, demonstrou que tanto as fêmeas quanto os machos possuem a capacidade de regular o investimento em cuidado parental de acordo com a demanda da prole. Isso mostra que o investimento nas atividades de comportamento parental normalmente não está no limite máximo que os indivíduos podem investir (Low *et al.*, 2011). Como observado em *F. rufus*, ambos os sexos possuíram incremento na taxa de visitas realizadas ao ninho que acompanhou o número de ovos eclodidos.

Os estudos que abordam cuidado parental em espécies da família Furnariidae são raros (Skutch, 1996). Alguns dos trabalhos realizados comparam o investimento dos parceiros reprodutivos, porém sem fazer a comparação entre a fêmea e o macho, devido à dificuldade de distinção entre os sexos das espécies dessa família (Winker *et al.*, 1994; Skutch, 1996; Sick, 1997). Para a espécie *Furnarius figulus* ambos os indivíduos do par reprodutivo investem a mesma quantidade de tempo e número de visitas ao ninho durante a fase de incubação dos ovos. Mas para a fase de alimentação dos ninhegos nenhum padrão consistente foi encontrado, pois de dois ninhos observados, em um deles os indivíduos do par reprodutivo realizaram o mesmo número de visitas ao ninho enquanto no outro ninho eles diferiram no número de visitas (Lagos *et al.*, 2005).

Na espécie *Aphrastura spinicauda* as fêmeas e os machos investem igualmente durante a fase de incubação dos ovos. Porém, durante a fase de alimentação dos ninhegos, a duração das visitas dos machos foi maior que a das

fêmeas, contrário a esse estudo. Já a frequência de saídas do ninho com sacos de fezes no bico foi maior para a fêmea quando comparada ao macho (Moreno *et al.*, 2007), como verificado para *F. rufus*. Para *Spartonoica maluroides* ambos os parceiros reprodutivos participam das atividades de alimentação dos ninhegos e remoção de sacos de fezes do ninho, porém nenhuma comparação entre o investimento realizado pela fêmea e pelo macho foi discutida (Dias *et al.*, 2009).

O investimento em cuidado parental observado nos sexos da espécie *F. rufus* demonstrou existir uma tendência à semelhança apenas durante a fase de construção do ninho. Durante a fase de incubação dos ovos o comportamento da fêmea sugeriu ser pouco vulnerável a eventos de predação, já que aparentemente o macho realiza comportamentos de defesa de território com maior frequência que a fêmea. Finalmente, a fase de alimentação dos ninhegos foi o período em que os sexos possuíam investimento em comportamentos de cuidado parental mais distintos. Os comportamentos observados sugerem que o macho possui maior investimento em cuidado parental que a fêmea, uma vez que ele realiza maior número de visitas ao ninho, que é uma atividade que requer alto gasto de energia. A fêmea também possui maior frequência de remoção de sacos de fezes do ninho, mais uma vez diferenciando o seu comportamento parental do macho, porém, aparentemente essa atividade não demanda alto gasto de energia para ser realizada.

Portanto, a partir das observações dos comportamentos de cuidado parental, o macho possui a tendência de apresentar maior investimento parental que a fêmea durante o ciclo reprodutivo. Isso sustenta a previsão desse trabalho e o proposto para espécies de aves socialmente monogâmicas, que fêmeas e machos devem buscar atingir esforço reprodutivo semelhante. As diferenças encontradas sugerem que o macho despende mais energia que a fêmea nos comportamentos de cuidado parental. Entretanto, para determinar quanto dessas diferenças nos comportamentos de cuidado parental realmente implicam em diferenças no gasto de energia para a reprodução, e se esse possível esforço reprodutivo maior dos machos realmente equilibra as diferenças dos gastos energéticos da anisogamia, são necessários estudos que possam realmente medir os gastos energéticos dos indivíduos em cada um dos comportamentos de cuidado parental observados.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonzo, S. H. 2009. Social and coevolutionary feedbacks between mating and parental investment. **Trends in Ecology & Evolution**, 25: 99-108.
- Ar, A.; Yom-Tov, Y. 1978. The evolution of parental care in birds. **Evolution**, 32: 655-669.
- Ardia, D. R. 2007. Site- and sex-level differences in adult feeding behaviour and its consequences to offspring quality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*) following brood-size manipulation. **Canadian Journal of Zoology**, 85: 847-854.
- Auer, S. K.; Bassar, R. D.; Martin, T. E. 2007. Biparental incubation in the chestnut-vented tit-babbler *Parisoma subcaeruleum*: mates devote equal time, but males keep eggs warmer. **Journal of Avian Biology**, 38: 278-283.
- Bartlett, T. L.; Mock, D. W.; Schwagmeyer, P. L. 2005. Division of labor: incubation and biparental care in House Sparrows (*Passer domesticus*). **The Auk**, 122: 835-842.
- Burger, J. 1981. Sexual differences in parental activities of breeding Black Skimmers. **The American Naturalist**, 117: 975-984.
- Burley, N. T.; Johnson, K. 2002. The evolution of avian parental care. **Philosophical Transactions: Biological Sciences**, 357: 241-250.
- Chase, I. D. 1980. Cooperative and noncooperative behaviour in animals. **The American Naturalist**, 115: 827-857.
- Claramunt, S. 2010. Discovering exceptional diversifications at continental scales: the case of the endemic families of neotropical suboscine passerines. **Evolution**, 64: 2004-2019.
- Cockburn, A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. **Proceedings: Biological Sciences**, 273: 1375-1383.
- Collias, N. E. 1997. On the origin and evolution of nest building by passerine birds. **The Condor**, 99: 253-270.
- Conrad, K. F.; Robertson, R. J. 1993. Patterns of parental provisioning by Eastern Phoebe. **The Condor**, 95: 57-62.

- Dias, R. A.; Gonçalves, M. S. S.; Bastazini, V. A. G. 2009. First nesting record of the Bay-Capped Wren-Spinetail *Spartonoica maluroides* (Aves, Furnariidae) in Brazil, with nest and nestling descriptions and notes on breeding behavior. **Iheringia. Série Zoologia**, 99: 449-455.
- Emlen, S. T.; Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. **Science**, 197: 215-223.
- Farmer, C. G. 2000. Parental care: the key to understanding endothermy and other convergent features in birds and mammals. **The American Naturalist**, 155: 326-334.
- Figueiredo, L. F. A. 1995. A reprodução do João-de-barro, *Furnarius rufus* (Gmelin, 1788): uma revisão. **Boletim Centro de Estudos Ornitológicos**, 11: 2-33.
- Fraga, R. M. 1980. The breeding of Rufous Horneros (*Furnarius rufus*). **The Condor**, 82: 58-68.
- Ghalambor, C. K.; Martin, T. E. 2002. Comparative manipulation of predation risk in incubating birds reveals variability in the plasticity of responses. **Behavioral Ecology**, 13: 101-108.
- Gorman, H. E.; Orr, K. J.; Adam, A.; Nager, R. G. 2005. Effects of incubation conditions and offspring sex on embryonic development and survival in the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata*). **The Auk**, 122: 1239-1248.
- Hansell, M. 2005. **Bird nests and construction behaviour**. Cambridge University Press, New York, United States of America.
- Harrison, F.; Barta, Z.; Cuthill, I.; Székely, T. 2009. How is sexual conflict over parental care resolved? A meta-analysis. **Journal of Evolutionary Biology**, 22: 1800-1812.
- Houston, A. I.; Székely, T.; McNamara, J. M. 2005. Conflict between parents over care. **Trends in Ecology and Evolution**, 20: 33-38.
- Johnson, E. J.; Best, L. B. 1982. Factors affecting feeding and brooding of Gray Catbird nestlings. **The Auk**, 99: 148-156.
- Ketterson, E. D.; Nolan, V. 1994. Male parental behavior in birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 25: 601-628.
- Lack, D. 1968. **Ecological adaptations for breeding in birds**. Methuen, London, England.

- Lagos, A. R.; Marques, R. V.; Moreno, A. B.; Silva, K. V. K. A.; Alves, M. A. S. 2005. Incubation and rearing-effort partitioning of Wing-banded Hornero *Furnarius figulus* (Passeriformes: Furnariidae). **Brazilian Journal of Biology**, 65: 281-286.
- Low, M.; Makan, T.; Castro, I. 2011. Food availability and offspring demand influence sex-specific patterns and repeatability of parental provisioning. **Behavioral Ecology**, 23: 25-34.
- Markman, S.; Yom-Tov, Y.; Wright, J. 1996. The effect of male removal on female parental care in the orange-tufted sunbird. **Animal Behaviour**, 52: 437-444.
- Martin, T. E.; Li, P. 1992. Life history traits of open- vs. cavity-nesting birds. **Ecology**, 73: 579-592.
- Martin, T. E.; Bassar, R. D.; Bassar, S. K.; Fontaine, J. J.; Lloyd, P.; Mathewson, H. A.; Niklison, A. M.; Chalfoun, A. 2006. Life-history and ecological correlates of geographic variation in egg and clutch mass among passerine species. **Evolution**, 60: 390-398.
- Meade, J.; Nam, K.-B.; Lee, J.-W.; Hatchwell, B. J. 2011. An experimental test of the information model for negotiation of biparental care. **Plos One**, 6: e19684.
- Medeiros, C.; Alves, M. A. S. 2010. Aspectos evolutivos e ecológicos do cuidado parental em aves: publicações em ambientes temperados e tropicais. **Oecologia Australis**, 14: 853-871.
- Mitrus, C.; Mitrus, J.; Sikora, M. 2010. Sex differences in the rate of food provisioning to nestlings red-breasted flycatchers (*Ficedula parva*). **Ann. Zool. Fennici**, 47: 144-148.
- Møller, A. P. 2000. Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. **Behavioral Ecology**, 11: 161-168.
- Møller, A. P.; Cuervo, J. J. 2000. The evolution of paternity and paternal care in birds. **Behavioral Ecology**, 11: 472-485.
- Monaghan, P.; Nager, R. G. 1997. Why don't birds lay more eggs? **TREE**, 12: 270-274.
- Morehouse, E. L.; Brewer, R. 1968. Feeding of nestling and fledgling Eastern Kingbirds. **The Auk**, 85: 44-54.

- Moreno, J.; Merino, S.; Lobato, E.; Rodríguez-Gironés, M. A.; Vázquez, R. A. 2007. Sexual dimorphism and parental roles in the Thorn-tailed Rayadito (Furnariidae). **The Condor**, 109: 312-320.
- Pereira, K. K. 2003. **Qualidade do território e sua influência na reprodução do João-de-barro (*Furnarius rufus* Gmelin 1788)**. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Perrins, C. M. 1996. Eggs, egg formation and the timing of breeding. **IBIS**, 138: 2-15.
- Robinson, W. D.; Hau, M.; Klasing, K. C.; Wikelski, M.; Brawn, J. D.; Austin, S. H.; Tarwater, C. E.; Ricklefs, R. E. 2010. Diversification of life histories in new world birds. **The Auk**, 127: 253-262.
- Rodriguez, M. N. 2009. **Assincronia e sincronia de eclosão: um teste experimental de reprodução em *Furnarius rufus***. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Rodriguez, M. N.; Roper, J. J. 2011. An experimental test of the benefits of hatching asynchrony in the Rufous Hornero (*Furnarius rufus*). **Revista Brasileira de Ornitologia**, 19: 17-21.
- Roper, J. J. 2005. Sexually distinct songs in the duet of the sexually monomorphic Rufous Hornero. **Journal of Field Ornithology**, 76: 235-237.
- Sick, H. 1997. **Ornitologia Brasileira**. Nova Fronteira, Rio de Janeiro, Brasil.
- Silver, R.; Andrews, H.; Ball, G. F. 1985. Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies. **American Zoologist**, 25: 823-840.
- Skutch, A. F. 1957. The incubation patterns of birds. **IBIS**, 99: 69-93.
- Skutch, A. F. 1996. **Antbirds and ovenbirds**. University of Texas Press, Texas, United States of America.
- Smith, J. M. 1977. Parental investment: a prospective analysis. **Animal Behaviour**, 25: 1-9.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: - **Sexual selection and the descent of man**. Campbell, B. Aldane, Chicago, United States of America.

- Vaurie, C. 1980. Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 166: 3-357.
- Vaz-Ferreira, R.; Palerm, E. 1973a. Desarrollo de la construcción y moldes de la actividad constructiva en *Furnarius rufus rufus* (Gmelin), ("Hornero"). **Boletim del la Sociedade Zoologia del Uruguay**, 2: 18-20.
- Vaz-Ferreira, R.; Palerm, E. 1973b. Sucesión y moldes de actividad en la construcción del nido de *Furnarius rufus rufus* (Gmelin), ("Hornero"). **Revista de Biología del Uruguay**, 1: 103-120.
- Westneat, D. F.; Sargent, R. C. 1996. Sex and parenting: the effects of sexual conflict and parentage on parental strategies. **TREE**, 11: 87-91.
- White, F. N.; Kinney, J. L. 1974. Avian incubation. **Science**, 186: 107-115.
- Winker, K.; Voelker, G. A.; Klicka, J. T. 1994. A morphometric examination of sexual dimorphism in the *Hylophilus*, *Xenops*, and an *Automolus* from southern Veracruz, Mexico. **Journal of Field Ornithology**, 65: 307-323.
- Winkler, D. W. 1987. A general model for parental care. **The American Naturalist**, 130: 526-543.
- Wright, J.; Both, C.; Cotton, P. A.; Bryant, D. 1998. Quality vs. Quantity : Energetic and nutritional trade-offs in parental provisioning strategies. **The Journal of Animal Ecology**, 67: 620-634.